BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 41 — N° 1, 1969, pp. 91-103.

COMMUNICATIONS

REMARQUES SUR LA PHYLOGÉNIE ET LA CLASSIFICATION DES ÉDENTÉS XÉNARTHRES (MAMMIFÈRES) ACTUELS ET FOSSILES

Par Robert HOFFSTETTER

Au cours des dernières années, diverses modifications ont été proposées à la classification des Édentés Xénarthres, notamment par Patterson & Pascual (1963), Romer (1966) et Patterson (The Fossil Record, Mammalia, Edentata, 1967). Certaines portent essentiellement sur la nomenclature ; d'autres ont une signification plus profonde, mettant en cause les rapports phylogéniques de certains fossiles ou groupes. Malheureusement, la nature même des publications considérées n'a pas permis aux auteurs d'expliciter leur opinion, de sorte qu'il est parfois difficile de prendre position à cet égard. Une discussion approfondie ne pourra intervenir qu'après que lesdits auteurs auront fait connaître leurs arguments. Dès à présent, et sans prétendre proposer une classification définitive, je crois cependant utile de considérer et de discuter ci-après un certain nombre de points.

Division des Xénarthres en trois infra-ordres. Choix des noms correspondants

La division des Xénarthres en trois infra-ordres, aujourd'hui représentés respectivement par les Tatous, les Fourmiliers et les Paresseux (Hoffstetter, 1954-1958) semble avoir recueilli l'accord général. Il est évident que le regroupement (sous le nom de Pilosa) des Tardigrades (Paresseux et Gravigrades [1]) et des Fourmiliers, proposé par Flower (1883), reposait sur une phylogénie erronée. Il est impossible, en effet, d'admettre avec cet auteur (Flower, 1882) que les Fourmiliers puissent descendre des Gravigrades. Comme je l'ai déjà dit, deux objections majeures s'y opposent : d'une part le pied primitif et surtout l'astragale dasypodoïde des Tamanoirs ne peuvent dériver de ceux des Gravi-

1. Depuis Owen (1842), le terme Gravigrada (Gravigrades, Gravigrados) a été constamment appliqué aux « Ground Sloths » des auteurs de langue anglaise. C'est d'ailleurs le seul terme qui nous reste pour désigner ce groupe d'animaux, puisque Megatherioidea = Megalonychoidea vient d'être démembré par Romer. Le fait que Blainville ait proposé en 1816 un ordre des « Gravigrades » pour les Éléphants, puis en 1834 pour les Éléphants et les Siréniens, n'offre pas d'inconvénient : dans cette acception, le terme n'a pas été internationalisé et, même en France, il est tombé très vite dans l'oubli.

grades, beaucoup plus spécialisés ; d'autre part l'alimentation myrmécophage apparaît comme une spécialisation du régime primitif des Édentés et ne permet pas de supposer une phase intermédiaire phytophage.

Il est encore difficile de préciser les relations phylétiques des trois infra-ordres. Les documents paléontologiques semblent indiquer que les Tatous apparaissent les premiers et que la différenciation des Gravigrades (inconnus avant le Mustersien) et des Fourmiliers (inconnus avant le Miocène) est plus tardive. Si ces Tatous primitifs constituent un tronc commun, il faut alors admettre que les deux autres groupes en représentent des rameaux indépendants.

Cependant, si l'on est d'accord sur leur séparation, la dénomination des trois infra-ordres varie d'un auteur à l'autre ; ne serait-ce que pour des raisons de commodité, il serait souhaitable qu'une entente intervienne.

1° — Les Tatous, auxquels ont été joints par la suite les Glyptodontes, ont reçu les noms collectifs de : *Sclerodermata* (partim) Blumenbach, 1779, pp. 72-73 ; *Loricati* Vicq d'Azyr, 1792, p. ciii ; *Cingulata* Illiger, 1811, p. 110 ; *Loricata*, Owen, 1842, p. 167 (nec Merrem, 1820) ; *Hicanodonta* Ameghino, 1889, pp. 653, 758. Le troisième nom (Cingulata) a été généralement adopté, mais Romer (1966) reprend celui de Loricata. En fait Simpson (1945, p. 193) a déjà souligné les inconvénients de ce dernier terme qui, avec la même désinence, a d'abord été appliqué aux Crocodiles (Merrem, 1820, pp. 7, 34).

2° — Les Fourmiliers ont été désignés comme : *Myrmecophagi* Vicq d'Azyr, 1792, p. ciii ; *Vermilinguia* Illiger, 1881, p. 112 ; *Pilosa* (partim) Flower, 1883, p. 184 ; *Anicanodonta* (partim) Ameghino, 1889, pp. 653, 657 ; *Vermilingua* Simpson, 1931, p. 273. Le deuxième a été adopté, mais Simpson l'a émendé sous la forme Vermilingua.

3° — Les Paresseux, auxquels ont été joints les Gravigrades après leur découverte, ont reçu les noms de : *Tardigradi* Brisson [1756, p. 33], 1772, p. 20 ; *Pigri* Vicq d'Azyr, 1792, p. ciii ; Tardigrades Geoffroy & Cuvier, 1795, p. 188 ; *Tardigrada* (partim) Latham & Davies, 1795, p. 3 ; *Phyllophaga* Owen, 1842, p. 168 ; *Phytophaga* Huxley, 1871, pp. 330-331 ; *Pilosa* (partim) Flower, 1883, p. 184 ; *Anicanodonta* (partim) Ameghino, 1889, pp. 653, 657.

C'est apparemment Brisson qui, le premier, dans son Regnum animale (édition de Paris, 1756, p. 33 ; édition de Leyde, 1762, p. 20) a appliqué le nom de Tardigradi aux Paresseux. La forme Tardigrada, plus conforme aux usages pour un nom d'infra-ordre, a été publiée pour la première fois par Latham & Davies (1795), avec un sens abusivement élargi. Mais ce nom, sous sa forme latine ou vernaculaire, a été appliqué pendant plus d'un siècle (Geoffroy & Cuvier, 1795 ; Illiger, 1811 ; Doyère, 1840 *b* ; Owen, 1842 ; Huxley, 1871 ; Gill, 1872, 1910 ; Gervais, 1873 ; Trouessart, 1898-1905 ; etc.) soit aux Paresseux seuls, soit à l'ensemble Paresseux + Gravigrades. Notons que cette dernière extension a été proposée (Cuvier 1799-1800, Leçons d'Anatomie comparée, 1er tableau) dès après la découverte du premier *Megatherium*. Elle est formellement adoptée par Gill (1872, 1910), et elle correspond à une notion courante dans les différentes langues (Tardigrades ou Paresseux ; Sloths ; Faultiere ; etc.). C'est donc, par la priorité et par l'usage, le terme qui doit s'appliquer légitimement au groupe considéré.

On a invoqué, pour l'écarter, le fait que le même nom (Tardigrada) désigne un groupe d'Invertébrés. Il convient de rappeler qu'à ce niveau l'homonymie n'entraîne pas le rejet d'un même nom utilisé dans des embranchements diffé-

rents (ainsi on accepte comme valide le terme Decapoda, aussi bien chez les Céphalopodes que chez les Crustacés). Par ailleurs, le terme Tardigrada (Invertébrés) est assez tardif. C'est à tort qu'on l'attribue parfois (PASCUAL, 1960, note 1, p. 143) à SPALLANZANI (1776) : ce dernier auteur (1776, pp. 222, 224, tav. IV, fig. 7-8; tav. V, fig. 9) s'est contenté de décrire un animalcule qu'il a nommé « il tardigrado » ; le véritable auteur du nom de groupe est DOYÈRE (1840 *a*, Mémoire sur les Tardigrades) [1] et la forme latine Tardigrada n'apparaît que plus tard (AGASSIZ, 1842-46 : Nomenclator zoologicus, Rotatoria, p. 5), soit environ un demi-siècle après que le même terme ait été adopté pour les Paresseux (ou même près d'un siècle si l'on retient la proposition de BRISSON).

Les autres noms appliqués aux Paresseux ou à l'ensemble des Paresseux + Gravigrades présentent tous des inconvénients.

Bradypoda (terme qui groupait Paresseux et Fourmiliers) et Pigri (Paresseux) sont tombés dans l'oubli. Il en est de même de Phyllophaga, qui a d'ailleurs été utilisé antérieurement pour deux genres d'Insectes. C'est également le cas de Phytophaga, qui a en outre servi à désigner des groupes de Coléoptères (DUMÉRIL, 1806), de Mollusques (GRAY, 1840) et de Marsupiaux (A. WAGNER, 1844).

En ce qui concerne Pilosa, qui a encore la faveur de certains auteurs, il faut rappeler qu'il a été proposé par FLOWER (1883) pour rassembler les Tardigrada et Vermilinguia de GILL (1872). Le terme de FLOWER (qui, soit dit en passant, équivaut aux Bradypoda de BLUMENBACH, 1779, et aux Anicanodonta d'AMEGHINO, 1889) a été généralement adopté avec cette compréhension, et son inclusion dans les classifications de SIMPSON (1931, 1945) en a consacré l'emploi. Seul GILL (1910) s'est élevé contre un tel usage en déclarant : « I can not consider the combination of sloths and anteaters in a group distinct from armadillos as an improvement in the taxonomy of the Xenarthra, and therefore the name Pilosa appears to me to be superfluous. Flower himself virtually confesses as much. The suborders Tardigrada and Vermilinguia, recognized by me in 1872, appear to be at least as distinct as are the " Loricata " from the Tardigrada ». Lorsque, à partir de 1954, et en m'appuyant sur de nouveaux arguments, j'ai rejoint la position de GILL, il m'a semblé que je devais aussi reprendre sa nomenclature (ceci en réponse à la question posée par R. PASCUAL, 1960, p. 143). D'autres auteurs ont préféré substituer à Tardigrada le terme Pilosa de FLOWER en en restreignant la compréhension. J'y vois bien des inconvénients. Il faut, chaque fois qu'on l'utilise, préciser l'acception nouvelle du terme. D'autre part Pilosa (et plus encore ses traductions : poilus ou velus, peludos o velludos, hairy, haarige) peut difficilement être employé seul, parce que trop peu évocateur, pour désigner un groupe de Mammifères. Afin de le rendre intelligible aux non-spécialistes, on est conduit, soit à le remplacer par un nom vernaculaire (Tardigrades, Sloths, Faultiere) [2], soit à l'utiliser comme un adjectif, sous la forme Edentata Pilosa ; cette expression est acceptable dans le sens proposé par FLOWER, mais elle ne l'est plus dans un sens restreint. Il me paraît en effet

1. La même année, dans ses Leçons d'histoire naturelle, DOYÈRE (1840 b) traite les Tardigrades (Mammifères) comme une tribu de l'ordre des Édentés et mentionne les Tardigrades de SPALLANZANI, sans leur affecter de rang, dans l'ordre des Infusoires Rotateurs : cette homonymie ne lui posait apparemment aucun problème.

2. C'est ce que font les auteurs de langue anglaise : ainsi ROMER (1966), dans son texte, adopte des traductionsl ittérales telles que Edentates, Xenarthrans, etc., mais il est conduit à utiliser Sloths pour désigner les « Pilosa ».

aberrant d'appliquer cette désignation à un groupe d'où sont exclus les seuls Mammifères (Fourmiliers) qui sont réellement privés de dents et couverts de poils ! En fait, si l'on veut restreindre la compréhension de Pilosa, on pourrait tout aussi légitimement appliquer le terme aux seuls Fourmiliers, ce qui le ferait tomber dans la synonymie de Vermilinguia = Vermilingua.

Position systématique de *Palaeopeltis*

Le genre *Palaeopeltis* Ameghino, 1895, n'est connu que par de grandes plaques dermiques ; l'espèce type (*P. inornatus* Ameghino) provient des « couches à *Pyrotherium* » (Déséadien) de Patagonie ; une autre espèce (*P. tesseratus* Ameghino, 1902) est fondée sur un fragment de carapace du Mustersien. Les plaques déséadiennes sont illustrées par d'assez nombreux exemplaires, dont certains ont été figurés par Ameghino (1897, fig. 83, p. 102 du tiré-à-part), Gaudry (1908, fig. 71, p. 57) et Hoffstetter (1958, fig. 41, p. 595) ; elles présentent un type assez particulier, et ne s'accordent ni avec celles des Tatous, ni avec celles des Glyptodontes.

A. Tournouër, qui en a récolté une vingtaine, déclare les avoir trouvées en association avec des mâchoires d'*Octodontotherium* (et d'*Orophodon* qu'il ne sépare pas) ; il en conclut qu'il devait s'agir d'une sorte de Gravigrade cuirassé. Cette opinion paraît assez vraisemblable, d'autant plus qu'on ne connaît, dans le Déséadien de Patagonie, aucun autre animal à qui l'on puisse attribuer de telles plaques ; et l'argument a quelque force si l'on rappelle qu'il doit s'agir d'un animal puissant et (selon Ameghino) relativement commun.

Après Gaudry, j'ai donc adopté (Hoffstetter, 1954 *a*, *b* ; 1958) la même interprétation, en formulant d'ailleurs de sérieuses réserves (voir Hoffstetter, 1956 *b*, pp. 26-28), qui ne pourront être levées tant qu'on n'aura pas observé une association contrôlable.

Patterson & Pascual (1963, p. 143) et Patterson (Fossil Record, Mammalia, 1967, p. 772) posent encore le problème, mais pensent que ces plaques se rapportent au genre *Pseudorophodon* Hoffstetter, 1954 *b* (espèce type *Ps. kraglievichi* Hoffstetter, 1954 = « *Orophodon* » cf. *hapaloides* Kraglievich & Rivas, 1951), dont on connaît seulement la partie rostrale d'un crâne et quelques plaques provenant de la Laguna Carri-Laufquén Chica (Territ. de Río Negro). Patterson & Pascual (1963) en concluent que ce genre doit être nommé *Palaeopeltis* (= *Pseudorophodon*) et qu'il représente un groupe de Cingulata distinct à la fois des Tatous et des Glyptodontes. Cette interprétation est défendable, mais il serait dangereux de l'accepter comme démontrée. Le Déséadien de Patagonie, d'où proviennent les plaques de *Palaeopeltis*, n'a encore livré aucun reste qui puisse se rapporter à *Pseudorophodon*. En revanche, les quelques plaques associées au crâne type de *Pseudorophodon* sont loin d'être identiques à celles de *Palaeopeltis* avec lesquelles elles ont surtout en commun des caractères négatifs. Enfin, l'âge géologique du gisement de la Laguna Carri-Laufquén est imprécis : c'est parce qu'ils ont cru y avoir trouvé un véritable *Orophodon* que Kraglievich & Rivas l'ont attribué au Déséadien.

Romer (1966, p. 392) adopte une troisième position. Il place *Palaeopeltis* dans une superfamille propre (Palaeopeltoidea) des Cingulata, tandis qu'il range *Pseudorophodon* dans les Dasypodoidea et que les genres *Orophodon* et *Octodontotherium* sont attribués par lui aux Mylodontidae.

Cette dernière position, qui rejette l'une et l'autre des deux hypothèses précédentes, est également discutable. En fait, jusqu'à ce qu'on dispose d'éléments nouveaux, la solution la plus sage serait de considérer *Palaeopeltis* (qui a pratiquement, pour le moment, le caractère d'un parataxon) comme un genre incertae sedis des Xenarthra.

Position systématique des genres *Orophodon* et *Octodontotherium*

A partir de 1954, j'ai été amené à considérer les genres *Orophodon* et *Octodontotherium* comme constituant un rameau propre (Paragravigrades ou Orophodontoidea), distinct de tous les autres Gravigrades, bien qu'on y observe de curieux parallélismes avec les Mylodontidae.

Une tout autre opinion est énoncée par Patterson & Pascual (1963, p. 143), selon qui « *Octodontotherium* is certainly, and *Orophodon* possibly, a mylodontid. » Patterson (1967, p. 772) s'exprime presque dans les mêmes termes. A leur suite, Romer (1966) place les deux genres dans les Mylodontidae.

Ces affirmations appellent quelques réserves. En effet, même si (ce qui est possible) les plaques de *Palaeopeltis* ne se rapportent pas aux deux genres ici considérés, il ne s'ensuit pas nécessairement que ceux-ci soient des Mylodontidae. Je continue, pour ma part, à les considérer comme un groupe particulier qui a au moins la valeur d'une famille (Orophodontidae).

Comme l'a signalé Ameghino (1895, 1897) dès la première description de ces fossiles, et comme cela a été souligné par L. Kraglievich (1931) et par moi-même (1954-1958), les dents d'*Orophodon* et celles d'*Octodontotherium* sont constituées presque exclusivement par de la dentine compacte recouverte d'une mince couche de cément, et entourant un noyau extrêmement réduit de dentine vasculaire. Cette structure rappelle celle qu'on connaît chez les Tatous (et ceci explique que Kraglievich & Rivas aient pu confondre les dents de *Pseudorophodon* avec celles d'*Orophodon*). Elle oppose les deux genres considérés à tous les Gravigrades classiques. Elle entraîne d'ailleurs des figures d'usure différentes de celles que présentent ces derniers, plus semblables à celles que montrent les Tatous. Il s'ensuit qu'on peut reconnaître une dent d'Orophodontidé, même lorsqu'elle appartient à un genre inédit (c'est le cas de dents isolées que j'ai pu observer dans le Déséadien de Salla-Luribay, en Bolivie). Cette structure dentaire suggère fortement une parenté réelle entre les deux genres considérés : c'était, sur le même critère, l'opinion d'Ameghino à partir de 1897 ; au contraire Simpson, 1945, plaçait *Orophodon* dans les Nothrotherinae et *Octodontotherium* dans les Mylodontinae ; de leur côté Patterson & Pascual hésitent encore à traiter les deux genres conjointement, montrant par là qu'ils accordent plus de signification à la morphologie des dents qu'à leur structure.

Comparés aux vrais Mylodontidae (inconnus avant le Miocène), les Orophodontidae sont plus anciens. Ils semblent cantonnés dans l'Oligocène et surtout dans l'Oligocène inférieur (Déséadien) [1]. Dès cette époque, ils montrent un stade évolutif avancé, surtout chez *Octodontotherium* : grande taille (largement

1. L'existence supposée d'Orophodontidae mustersiens était fondée sur la présence de plaques de *Palaeopeltis tesseratus* (dont la position systématique est douteuse : *vide supra*) et sur celle d'un astragale de *Proplatyarthrus* que Simpson (1967, p. 9) attribue à un Gravigrade, probablement Megalonychidé, provenant du Déséadien sus-jacent.

supérieure à celle de tous les Gravigrades santacruziens) ; astragale comparable à celui des Mylodontinae pléistocènes ; bilobation très nette affectant les deux dernières dents de chaque demi-mâchoire, c'est-à-dire plus poussée que chez aucun Mylodontidé vrai.

Compte tenu de ces observations, il me paraît impossible d'envisager une filiation directe des Orophodontidae aux Mylodontidae du Santacruzien (*Nematherium*, *Analcitherium*) et donc aux formes postérieures de la même famille.

Je reste convaincu que les Orophodontidae (qu'ils aient ou non possédé une cuirasse dermique) constituent un rameau latéral, précocement séparé du tronc commun des Gravigrades. Ils ont, comme les Tatous, conservé la structure dentaire primitive des Édentés. Si l'observation de Tournouër se confirme, ils auraient aussi conservé un autre caractère dasypodoïde : la faculté ostéogène du derme. Leur radiation est pratiquement limitée à l'Oligocène. Ils comprennent les genres *Orophodon* et *Octodontotherium*, tous deux déséadiens, types respectifs de deux sous-familles ; une forme voisine a vécu en Bolivie à la même époque (Hoffstetter, 1968) ; peut-être peut-on leur rapporter aussi le genre *Chubutherium* Cattoi, du Colhuéhuapien [1], également de forte taille, mais dont on ne connaît malheureusement pas les dents. Ils se sont éteints avant le Santacruzien, laissant vacante une niche écologique qui a permis le développement postérieur des vrais Mylodontidae.

Il reste possible qu'ils constituent une superfamille particulière (Orophodontoidea), mais ce point ne pourra être discuté utilement que lorsqu'on disposera d'informations plus complètes sur les genres constituants, intéressant notamment la région temporale (voir plus loin).

Phylogénie et subdivisions des Tardigrades

Romer (1966) introduit de profondes modifications dans la classification des Tardigrades. Il y reconnaît deux superfamilles : 1) les Megalonychoidea réunissant les Megalonychidae, les Megatheriidae (incl. Nothrotheriinae) [2] et les Bradypodidae ; 2) les Mylodontoidea, comprenant les Mylodontidae (incl. *Orophodon*, *Octodontotherium*, et *Chubutherium*) et, avec réserve, les Entelopsidae.

Quelques remarques préalables peuvent être faites :

— Megatherioidea Cabrera, 1929, p. 426, a priorité sur Megalonychoidea Simpson, 1931, p. 272, que ce soit dans le sens original (les deux termes ont été formellement créés, avec une compréhension identique), ou dans le sens restreint adopté par Romer (puisque la superfamille inclut encore les genres *Megatherium* et *Megalonyx*). Cette priorité apparaît encore plus nette si l'on applique l'art. 36 du Code international de Nomenclature zoologique ; les auteurs et dates valables pour tout le groupe-famille sont alors ; Megatherioidea Gray, 1821 (famille des Megatheriadæ) et Megalonychoidea Ameghino, 1889 (famille des Megalonycidæ].

— *Entelops* est trop incomplètement connu pour qu'on puisse l'interpréter avec certitude. Il n'y a en tout cas aucune raison de le rapprocher spécialement des Mylodontidae. S'il s'agit bien d'un Tardigrade, comme l'admet Pascual

1. Selon R. Pascual (comm. verbale), ce genre appartiendrait plutôt au Déséadien.

2. *Protobradys* est encore cité, avec réserve, dans les Nothrotheriinae. En fait, Simpson (1967 pp. 9-10, pl. 1, fig. 4-5) a montré que le type de *P. harmonicus*, qui n'avait pas encore été figuré, n'est pas un Édenté.

(1960), je pense avec cet auteur qu'il y a lieu de l'interpréter comme le survivant d'un groupe archaïque qui mériterait une superfamille propre (Entelopsoidea). Rappelons qu'AMEGHINO (1889, pp. 653-654) avait créé pour lui le groupe des Pleiodonta.

— En ce qui concerne les genres *Orophodon*, *Octodontotherium* et peut-être *Chubutherium*, j'ai déjà donné les raisons qui me conduisent à les interpréter comme un rameau précoce, éteint sans descendance vers la fin de l'Oligocène, et qui a au moins la valeur d'une famille (Orophodontidae) ou peut-être même d'une superfamille (Orophodontoidea).

Pour le reste des Tardigrades, il faut reconnaître que la classification classique est loin d'être satisfaisante et qu'elle ne rend pas exactement compte des rapports phylétiques. Par exemple, elle exagère l'importance de la coupure entre Paresseux et Gravigrades. Elle n'évoque pas le possible diphylétisme des premiers. Pour les derniers, elle regroupe dans une même sous-famille (Nothrotheriinae) toutes les formes pré-santacruziennes (à l'exclusion des Orophodontidae). Or ces formes comprennent certainement les ancêtres directs de rameaux individualisés plus tard et qu'on a distingués, selon l'importance de leur divergence, comme des tribus, des sous-familles ou des familles propres. Mais il est également évident qu'au début de la différenciation, les divergences sont très faibles et difficiles à déceler (ce n'est pas un problème spécial aux Tardigrades, on le retrouve dans tous les groupes au début de leur radiation).

Les diverses études anatomiques peuvent d'ailleurs donner des indications contradictoires. PATTERSON n'a pas encore précisé les critères qu'il a utilisés. Mais j'évoquerai ici les observations de GUTH (1961, 1962) sur la région temporale des Édentés. Il n'a malheureusement étudié que quelques genres fossiles, qui ne représentent même pas toutes les sous-familles classiques, mais son étude apporte déjà quelques éléments utiles. Selon lui, la région temporale et plus précisément l'entotympanique permettent de distinguer deux types principaux, qui caractérisent respectivement les deux Paresseux actuels, et qu'on peut donc désigner comme type *Bradypus* et type *Choloepus*. Le premier, que GUTH considère comme primitif parce que réalisé dès le Déséadien, est retrouvé par lui chez « *Hapalops* » *antistis* (du Déséadien), chez certains *Hapalops* santacruziens (*H. adteger*, *H. elongatus*, *H. indifferens*, *H. rectangularis*), chez *Eucholoepus* et aussi, bien que modifié, chez *Megatherium*. Le second, inconnu avant le Santacruzien, est observé chez d'autres *Hapalops* (*H. brachycephalus*, *H. robustus*), chez *Pelecyodon*, chez *Nothrotherium*, chez *Pliomorphus* (Ortotheriinae) et aussi chez tous les Mylodontidae vrais (*Nematherium*, *Analcitherium*, *Scelidotherium*, *Scelidodon*. *Glossotherium*, *Lestodon* et *Mylodon*).

Bien entendu, il ne s'agit là que d'un critère, dont on doit tenir compte (la région temporale est réputée avoir une grande signification phylétique), mais il serait vain de tenter de construire sur lui seul un arbre généalogique.

Ce critère confirme en tout cas l'hétérogénéité réelle des Nothrotheriinae, dans leur compréhension classique, et même celle de certains « genres fagots », comme *Hapalops*.

Par ailleurs, il apporte des indications qui ne concordent pas toutes avec les vues de PATTERSON et avec la classification de ROMER. Je n'en conclus pas que ces vues et cette classification sont erronées, puisque, encore une fois, il faudrait confronter les arguments tirés de divers critères, mais il est certain que la discussion reste ouverte, au moins sur certains points.

En ce qui concerne les Paresseux, *Bradypus* est rapproché des Megatheriinae aussi bien par Guth que par Patterson ; en revanche *Choloepus*, que Patterson rapproche des Megalonychidae (sens restreint), présente, d'après Guth, un entotympanique de type Mylodontidé.

Nothrotherium, que Patterson rattache aux Megatheriidae (sens élargi) présnte aussi, d'après Guth, un entotympanique de type Mylodontidé.

En ce qui concerne les Mylodontidae vrais, Patterson les fait dériver des Orophodontidae (dont, répétons-le, nous ne connaissons malheureusement pas la région temporale). S'il en était ainsi, on comprendrait mal (à moins de parrallélismes à démontrer) que l'entotympanique de type Mylodontidé apparaissent, à partir du Santacruzien, chez diverses sous-famille : Nothroheriinae, Ortotheriinae, Cholœpodinæ[1]. En revanche. les faits sont beaucoup plus clairs si l'on admet que ces sous-famille, et aussi les Mylodontidæ vrais, s'enracinent dans l'ensemble buissonneux constitué par les Nothrotheriinæ pré-santacruziens. Mais bien entendu, cela conduirait à reprendre le concept classique des Mégatherioidea (Megalonychidae, Megatheriidae et Mylodontidae) en y incluant aussi les Paresseux (Bradypodidae ou Bradypodidae + Choloepodidae[2] si l'on admet le diphylétisme).

Revenons à la classification de Romer (1966) et considérons la compréhension donnée par lui aux diverses familles.

doLes Megalonychidae de Romer comprennent les sous-familles classiques des Megalonychinae (incl. *Valgipes*), Megalocninae, Ortotheriinae et Ocnopodinae. Les seuls caractères diagnosiques indiqués dans le texte (absence de gouttière symphysaire et différenciation de caniniformes) ne sont pas toujours contrôlables et ne permettent pas une définition satisfaisante. On remarquera surtout que les sous-familles constituantes sont en fait des rameaux tardifs (Pliocène-Pléistocène), probablement dérivés d'un tronc commun exclu de la famille (sous-famille des Nothrotheriinae, rattachée par Romer aux Megatheriinae). Dans cette compréhension, les Megalonychidae constituent donc un ensemble polyphylétique. Pour en faire un groupe naturel, il faudrait y inclure le tronc commun (partie mal délimitée des Nothrotheriinae) dont dérivent les rameaux constituants. Il semble d'ailleurs que ce soit là le but visé par Patterson, puisque cet auteur (1967, tableau p. 771), contrairement à Romer, fait remonter les Megalonychidae à l'Éocène supérieur et peut-être à l'Éocène moyen. (Notons à ce sujet une contradiction, puisque selon le texte, la présence de « Pilosa » n'est prouvée qu'à partir de l'Oligocène inférieur).

Les Megatheriidae de Romer rassemblent les Megatheriinae, les Planopsinae et les Nothrotheriinae (sens classique). Nous avons déjà vu que ces derniers sont hétérogènes et qu'il est abusif de les attribuer dans leur totalité soit aux Megalonychidae (classification classique), soit aux Megatheriidae (classification de Romer, 1966). Il semble d'ailleurs que Patterson, en proposant de rattacher les « Nothrotheres » (Patterson & Pascual, 1963, p. 142) ou les « Nothrotheriines » (Patterson, 1967, p. 772) aux Megatheriidae, n'envisage pas, comme le fait Romer, la totalité des Nothrotheriinae au sens classique du terme. En effet, dans son tableau (Patterson, 1967, p. 771), il fait débuter les Megatheriidae à l'Oligocène supérieur, tandis que les Megalonychidae seraient plus précoces.

1. Terme créé par Gill, 1872, p. 24.
2. Terme proposé par Hoffstetter, 1962, p. 360.

Les Mylodontidae, à mon sens et comme déjà dit, doivent être ramenés à leur compréhension classique en en excluant les Orophodontidae. Ils ne sont pas connus avant le Santacruzien et s'enracinent probablement dans le tronc commun des « Nothrotheriinae ». Ils se divisent précocement en deux sous-familles, Scelidotheriinae et Mylodontinae. Notons à ce sujet que, d'après l'architecture crânienne, la forme des dents et aussi, selon Guth, d'après les caractères de la région temporale, les premiers genres connus (*Nematherium*, *Analcitherium*) s'accordent mieux avec les Scelidotheriinae qu'avec les Mylodontinae. En revanche, leur astragale ne présente pas encore une facette concave pour recevoir le cuboïde (caractère secondairement acquis par les Scelidotheriinae et souvent considéré comme diagnosique pour la sous-famille). Peut-être s'approcherait-on plus d'une classification naturelle en modifiant les diagnoses de façon à pouvoir inclure les deux genres considérés dans les Scelidotheriinae (voir Hoffstetter, 1962, p. 359).

Les Paresseux sont probablement diphylétiques, ce qui doit entraîner logiquement la reconnaissance de deux familles (Bradypodidae et Choloepodidae) et l'abandon du terme Bradypodoidea. On ne connaît malheureusement pas de fossiles. Mais, si l'on tient compte des indications de Patterson et des observations de Guth, on peut supposer que *Bradypus* est l'aboutissement d'un rameau qui s'insère sur le tronc commun (« Nothrotheriinae ») au voisinage du point de séparation des Megatheriinae. Les Choloepodidae dériveraient d'un autre rameau d'où seraient également issus les Ortotheriinae (Megalonychidae d'après tous les auteurs) et les Mylodontidae (voir Hoffstetter, 1962, pp. 359-360).

Ces quelques réflexions laissent encore bien des points obscurs. En particulier la fragmentation nécessaire des « Nothrotheriinae » et la délimitation entre Megalonychidae et Megatheriidae ne pourront être envisagées qu'après une étude précise des divers genres, dont certains ne sont malheureusement connus que par des pièces trop incomplètes.

Phylogénie et classification des Cingulata

Les Tatous (Dasypodoidea) constituent un groupe naturel, relativement homogène, malgré leur buissonnement apparent. Ils comprennent de nombreux rameaux, issus d'un groupe axial aboutissant aux Encouberts actuels. Les branches les plus divergentes ont été considérées d'abord comme des familles, puis comme de simples sous-familles. Finalement Patterson (1967) ne reconnaît plus qu'une seule famille (Dasypodidae) en y incluant les Peltephilinae. En fait le rang accordé à chaque rameau présente toujours un caractère conventionnel et, dans le cas présent, il ne traduit pas des divergences dans les conceptions phylogéniques.

Il est plus difficile de se prononcer sur les Pseudorophodontidae (*Pseudorophodon*), que Romer (1966) place dans les Dasypodoidea en leur reconnaissant le rang de famille. Avec de bonnes raisons, et sous un autre nom, Kraglievich & Rivas (1951) les considéraient comme une super-famille particulière (« Orophodontoidea ») distincte à la fois des Tatous et des Glyptodontes ; c'est aussi l'opinion de Patterson & Pascual (1963). Si elle est reconnue, cette super-famille doit recevoir le nom de Pseudorophodontoidea.

Un problème connexe est posé par les Palaeopeltidae (*Palaeopeltis*), qui se confondent peut-être avec les précédents (opinion de Patterson & Pascual,

1963) et pour lesquels Romer a créé la super-famille des Palaeopeltoidea. J'ai déjà dit que la prudence s'impose, s'agissant d'un groupe dont on ne connaît que des éléments de carapace. Je préfère, pour ma part, considérer *Palaeopeltis* comme un Xénarthre *incertae sedis*.

Les Glyptodontes (Glyptodontoidea) apparaissent au Mustersien (Éocène moyen ou supérieur), et se diversifient au Déséadien (un genre inédit, distinct de *Glyptatelus*, a été récolté par R. Pascual à El Pajarito, Chubut).

L'origine du groupe est encore problématique. Patterson (1967, p. 772) pense qu'il dérive probablement de « chlamytheriine dasypodids », c'est-à-dire de Pampatheriinae. C'est peu probable, car ceux-ci ne sont connus de façon certaine qu'à partir du Miocène supérieur (Argentine et Colombie). Il est vrai que Stirton (1953, p. 611) signale à Coyaima (Oligocène supérieur ou Miocène inférieur), en Colombie, des plaques d'un « large chlamythere », mais sans les figurer ; on peut donc supposer que le groupe est plus ancien dans la zone intertropicale, mais il est douteux qu'il ait été individualisé dès l'Éocène.

Pour ma part, j'envisagerais plutôt une dérivation des Glyptodontes soit à partir de formes voisines de *Pseudorophodon* (dont on ne connaît pas l'âge), soit à partir de *Machlydotherium* (genre éocène mal connu, dont la mobilité des plaques dorsales est en régression par rapport à celle des Tatous primitifs; ce qui, soit dit en passant, interdit de le considérer comme un ancêtre possible des Pampatheriinae : voir Hoffstetter, 1956 *b*, p. 58). Mais rien de précis ne pourra être avancé tant qu'on ne connaîtra pas mieux ces deux genres ou des formes apparentées.

Deux remarques finales, concernant la nomenclature générique :

— Le Pampathériné du Pléistocène de La Carolina (Équateur), décrit sous le nom de *Chlamytherium occidentale* Hoffstetter, 1952, a été attribué par la suite (Hoffstetter, 1953) au genre *Holmesina*. Sur la même espèce, Castellanos (1957) a fondé le genre *Hoffstetteria*, qui est évidemment synonyme de *Holmesina*. Ce dernier, bien défini, peut être conservé comme genre propre ou admis comme sous-genre de *Pampatherium*.

— Avec tous les auteurs d'alors, Ameghino croyait que *Hoplophorus euphractus* Lund, du Brésil, et *Glyptodon ornatus* Owen, d'Argentine, étaient co-génériques ; par ailleurs il considérait (à tort selon les règles actuelles) que *Hoplophorus* Lund, 1838, n'était pas valide parce que homonyme de *Hoplophora* Perty, 1830, *Oplophorus* Milne-Edwards 1837, etc. Pour le remplacer, il a donc créé le genre *Sclerocalyptus*, dans lequel il a placé les deux espèces, mais en désignant expressément *ornatus* comme espèce type du genre (Ameghino, 1891, p. 251). Ce n'est donc pas une simple substitution de nom comme l'a apparemment admis Romer (1966) après Paula Couto. En fait, puisque Paula Couto a démontré que les deux espèces appartiennent à des genres distincts, ceux-ci doivent recevoir respectivement les noms de *Hoplophorus* Lund, 1838 (type *H. euphractus* Lund) et *Sclerocalyptus* Amegh., 1891 (type *G. ornatus* Owen). Le nom de *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957, également fondé sur l'espèce *ornatus*, tombe en synonymie de *Sclerocalyptus* (voir Hoffstetter, 1963, note 1, p. 128).

Conclusion

Trop d'incertitudes demeurent pour que je puisse donner, dans un nouveau schéma, l'état actuel de nos connaissances sur la phylogénie des Édentés Xénarthres. En somme, avec des modifications mineures, le tableau que j'ai publié dans le Traité de Paléontologie (Hoffstetter, 1958, fig. 2, p. 537) traduit encore de façon satisfaisante mes idées sur les rapports réciproques des divers groupes. Il suffit de supprimer le nom de *Protobradys* (qui n'avait pas encore été figuré et que Simpson vient de rejeter des Édentés) ; de remplacer les Paresseux (reconnus diphylétiques) par deux rameaux (Bradypodidae et Choloepodidae) issus séparément du stock des « Nothrotheriinae » pré-santacruziens ; de placer *Machlydotherium* à gauche de l'arbre des Tatous pour indiquer qu'il pourrait être à l'origine des Glyptodontes (?) ; et de figurer au voisinage du précédent le genre *Pseudorophodon* (mal daté) qui illustre aussi un groupe intermédiaire entre Tatous et Glyptodontes. Pour le reste, des regroupements ou des divisions peuvent être envisagés, entraînant des modifications dans la compréhension des familles, sans que cela indique des changements profonds dans les relations phylétiques reconnues entre les différents rameaux.

BIBLIOGRAPHIE

Agassiz, L. *et al.*, 1842-1846. — Nomenclator Zoologicus. Soloduri (Jent et Gassmann).

Ameghino, F., 1889. — Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Acta Acad. Nac. Cienc. Córdoba*, Buenos Aires, **6**, xxxii + 1027 p., atlas 98 pl.

— 1891. — Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Rev. Arg. Hist. Nat.*, Buenos Aires, **1**, pp. 240-259.

— 1895. — Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à Pyrotherium. *Bol. Inst. Geogr. Arg.*, Buenos Aires, **15**, pp. 603-660, 4 fig. (tiré à part de 60 p.).

— 1897. — Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à Pyrotherium. *Ibid.*, **18**, pp. 406-429, 431-521, 86 fig. (tiré à part de 117 p.).

Blumenbach, J. F., 1779. — Handbuch der Naturgeschichte. 1 vol. in-8°, 447 p., 2 tabl., Gœttingen (J. C. Dieterich).

— 1799. — Handbuch der Naturgeschichte. 6e éd., Vorrede, 708 p., Register + 2 tabl., Göttingen (J. C. Dieterich).

Brisson [M. J.], 1756. — Le règne animal divisé en IX classes... Regnum animale in classes IX distributum... 1 vol. in-4°, vi + 382 p., Paris (J. B. Bauche).

— 1762. — Regnum animale in classes IX. Distributum, sive synopsis methodica... 1 vol. in-8°, 296 p., Lugduni Batavorum [= Leyde] (T. Haak).

Cabrera, A., 1929. — Sobre la estructura de la mano y del pie en el megaterio. *An. Soc. Cient. Argent.*, Buenos Aires, **107**, pp. 425-443, 9 fig.

Castellanos, A., 1957. — *Hoffstetteria*, nuevo género de clamiterio. *Ameghiniana*, Buenos Aires, **1**, n° 3, pp. 5-8, 1 fig.

Cuvier, G., an VIII = 1799-1800. — Leçons d'anatomie comparée, recueillies et publiées par C. Duméril. **1**, xxxi + 521 p., 9 tabl., Paris (Baudoin).

DOYÈRE [L.], 1840 *a*. — Mémoire sur les Tardigrades. *Ann. Sci. Nat.*, Paris, 2e sér., **14**, Zool., pp. 296-361, pl. 12-19.

— 1840 *b*. — Leçons d'histoire naturelle. 1 vol., x + 916 p., Paris (Dezobry, Magdelein et Cie).

FLOWER, W. H., 1882. — On the mutual affinities of the animals composing the Order Edentata. *Proc. Zool. Soc. London*, 1882, pp. 358-367.

— 1883. — On the arrangement of the orders and families of existing Mammalia. *Ibid.*, 1883, pp. 178-186.

GAUDRY, A., 1908. — Fossiles de Patagonie. De l'Économie dans la Nature. *Ann. Paléont.*, Paris, **3**, pp. 41-60, 71 fig.

GEOFFROY [Saint-Hilaire, E.] & [G.] CUVIER, an troisième, 1795. — Mémoire sur une nouvelle division des Mammifères... *Magasin Encyclop.*, 1re année, t. II, pp. 164-190 (20 avril 1795), Paris (Millin, Noel et Warens).

GERVAIS, P., 1873. — Recherches sur les Édentés Tardigrades. *Jour. Zool.*, **2**, pp. 463-469.

GILL, Th., 1872. — Arrangement of the families of mammals. *Smithson. Misc. Coll.*, Washington, **11**, n° 230, VI + 98 p.

— 1910. — Classification of the edentates. *Science*, New York, new ser., **32**, n° 810, p. 56.

GUTH, C., 1961. — La région temporale des Édentés. 1 vol. in-4°, XVIII + 193 p., 144 fig., 10 pl. Le Puy (Imp. Jeanne d'Arc). *Id.* Thèse, Univ. Paris, Faculté des Sciences, 1958.

— 1962. — Apport systématique et phylogénétique de l'étude de la région temporale chez les Édentés. *Coll. Intern. C.N.R.S.*, n° 104, *Evolution des Vertébrés* (Paris 1961), pp. 343-358, 15 fig.

HOFFSTETTER, R., 1952. — Les Mammifères pléistocènes de la République de l'Équateur. *Mém. Soc. Géol. France*, n. s., Paris, **31**, mém. 66, 391 p., 110 fig., 8 pl.

— 1953. — Sur la présence d'un Tatou géant du genre *Holmesina* dans le Pléistocène de l'Équateur (Amérique du Sud). *C. R. S. Soc. Géol. France*, Paris, n° 6, pp. 101-102.

— 1954 *a*. — Phylogénie des Édentés Xénarthres. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 2e sér., **26**, n° 3, pp. 433-438, 1 fig.

— 1954 *b*. — Les Gravigrades cuirassés du Déséadien de Patagonie (Note préliminaire). *Mammalia*, Paris, **18**, n° 2, pp. 159-169, 3 fig.

— 1954 *c*. — Les Gravigrades (Édentés Xénarthres) des cavernes de Lagoa Santa (Minas Gerais, Brésil). *Ann. Sc. Nat. Zool.*, Paris, **16**, pp. 741-764, 4 fig.

— 1956 *a*. — Caractères ancestraux et Phylogénie des Édentés Xénarthres. *Coll. Intern. C.N.R.S.*, LX, *Problèmes actuels de la Paléontologie* (Paris, 1955), pp. 87-99.

— 1956 *b*. — Contribution à l'étude des Orophodontoidea, Gravigrades cuirassés de la Patagonie. *Ann. Paléont.*, Paris, **42**, pp. 25-64 (= 1-40), 8 fig.

— 1958. — Édentés Xénarthres. Traité de Paléontologie (Dir. J. PIVETEAU), t. VI-2, pp. 535-636, 64 fig., Paris (Masson).

— 1962. — Intervention après la communication de M. GUTH (Apport systématique et phylogénétique de l'étude de la région temporale chez les Édentés). *Coll. Intern. C.N.R.S.*, n° 104, *Evolution des Vertébrés* (Paris 1961), pp. 359-360.

— 1963. — Les Glyptodontes du Pléistocène de Tarija (Bolivie). I. Genres *Hoplophorus* et *Panochthus*. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, 7e sér., **5**, pp. 126-133, 2 fig., pl. X.

— 1968. — Un gisement de Mammifères déséadiens (Oligocène inférieur) en Bolivie. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **267**, n° 13, pp. 1095-1097.

Huxley, T. H., 1871. — A manual of the anatomy of vertebrated animals. 1 vol. in-12°, 510 p., 110 fig., London (J. & A. Churchill).

Illiger, C., 1811. — Prodromus systematis Mammalium et Avium. 1 vol., xviii + 144 p., Berolini.

Kraglievich, J. L. & S. Rivas, 1951. — *Orophodon* Amegh. representante de una nueva superfamilia Orophodontoidea del suborden Xenarthra (Nota preliminar). *Com. Inst. Nac. Invest. Cient. Nat.*, Buenos Aires, *Cienc. zool.*, **2**, n° 2, pp. 9-28, 6 fig.

Kraglievich, L., 1931. — Cuatro notas paleontológicas. *Physis*, Buenos Aires, **10**, n° 36, pp. 242-266, 4 fig.

Lane, E. H., 1910. — A corrected classification of the Edentates. *Science*, New York, n. s., **31**, n° 806, pp. 913-914.

Latham, J. & H. Davies, 1795. — Faunula indica, 38 p., 15 pl., Apendice à Forster J. R. *Zoologia indica*, ed. secunda, Halae a. S. [= Halle a. S.]

Merrem, B., 1820. — Tentamen systematis Amphibiorum. 1 vol., xv + 191 p., 1 pl., Marburg (Ch. Krieger).

Owen, R., 1842. — Description of the skeleton of an extinct gigantic sloth, Mylodon robustus, Owen. 1 vol. in-4°, 176 p., 24 pl., London (Roy. Coll. Surgeons).

Pascual, R., 1960. — Una nueva superfamilia « Entelopsoidea ». Descripción de la nueva especie « Entelops parodii ». *Acta Geol. Lilloana*, Tucumán, **3**, pp. 127-146, 1 fig., 1 lám.

Patterson, B., 1967. — Order Edentata, *in* The Fossil Record, ch. 30, Mammalia by P. M. Butler *et al.*, pp. 771-772, London (Geol. Soc.).

Patterson, B. & R. Pascual, 1963. — The extinct Land Mammals of South America. *Proc. XVI. Internat. Zool. Congr.* (Washington), vol. Program, pp. 138-148.

Romer, A. S., 1966. — Vertebrate Paleontology. 3d ed., 1 vol. in-4°, ix + 468 p., 443 fig., Chicago and London (Univ. Chicago Press).

Simpson, G. G., 1931. — A new classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York, **59**, pp. 259-293.

— 1945. — The principles of classification and a classification of Mammals. *Ibid.*, **85**, xvi + 350 p.

— 1967. — The beginning of the age of mammals in South America, part 2. *Ibid.* **137**, pp. 1-260, 54 fig., 46 pl., 79 tabl.

Spallanzani, L., 1776. — Opuscoli di fisica animale e vegetabile. Vol. II, pp. 1-278, Tav. III-VI. Modena (Presso la Societa Tipografica).

Stirton, R. A., 1953. — Vertebrate paleontology and continental stratigraphy in Colombia. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, New York, **64**, pp. 603-622, 13 fig.

Trouessart, E. L., 1898-1899. — Catalogus mammalium, tam viventium quam fossilium. 1 vol. in-8°, 1469 p., Berlin (Friedländer).

— 1904-1905. — *Id.*, Quinquenale Supplementum. 1 vol. in-8°, 929 p., Berlin (Friedländer).

Vicq-d'Azyr, F., 1792. — Quadrupèdes. *Encyclop. Méthod.*, *Syst. Anat.*, t. II, clxiv + 632 p., Paris (Panckoucke) et Liège (Plomteux).